SVENSK BOTANISK TIDSKRIFT. 1924. BD. 18, H. 3.

DIE SOREDIEN UND ISIDIEN DER FLECHTEN.

VON

G. EINAR DU RIETZ.

I. Einleitung.

Seit vielen Jahren habe ich bei meinen lichenologischen Studien den Soredien und Isidien der Flechten eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Ich hoffe, einmal eine ausführlichere Monographie über diese so vernachlässigten Organe der Flechten veröffentlichen zu können; dafür ist aber die Zeit noch nicht reif. Dass ich schon jetzt meine Ergebnisse kurz zusammenfasse und veröffentliche, hat seinen Grund in der Notwendigkeit, für die Lichenographie eine geeignete Terminologie, die bei der Beschreibung der Soredien und Isidien verwendet werden kann, zu schaffen. Es ist nämlich ganz unmöglich, sich länger mit den in der Lichenographie landläufigen allgemeinen und vagen Ausdrücken zu begnügen; die Soredien und Isidien müssen in den Diagnosen mit einer ebenso exakten Methodik und Gründlichkeit beschrieben werden wie die Apothezien und die übrigen vegetativen Merkmale. Die folgende kurze Übersicht bezweckt in erster Linie, teils einen Schlüssel zu den von mir selbst in der nächsten Zeit veröffentlichten Diagnosen zu geben, teils meinen lichenologischen Kollegen eine geeignete Terminologie vorzuschlagen.

Für sprachliche Revision des Manuskriptes bin ich meinen Freunden Dr. HELMUTH GAMS und Oberleutenant FRANZ VON MEISSNER zu vielem Dank verpflichtet.

II. Geschichtliches.

Der Begriff Soredium stammt vom Vater der Lichenologie, ACHARIUS, der im Jahre 1803 in seinem "Methodus", dem ersten grundlegenden Werk der Flechtenmorphologie, die erste eingehendere Beschreibung dieses wichtigen Organtypus gab.[1] In seiner morphologischen Einleitung (S. XX—XXII) beschreibt er erst die "Propagula", "corpuscula illa organica subrotunda, libera, ad thalli superficiem sparsa vel conglomerata", dann die "Soredia", "ex. Propagula in acervulos congestis, in primis formantur" (vgl. auch Lichenographia Universalis [1810] S. 12—13). Wenn auch ACHARIUS in einzelnen Fällen auch anderes fälschlicherweise als Soredien aufgefasst hat, unterliegt es keinem Zweifel, dass er eine — wenn man die unvollständigen mikroskopischen Hülfsmittel seiner Zeit in Betracht zieht — recht klare Auffassung der Soredien gehabt hat. Er hat sie auch systematisch gut verwertet, und seine Beschreibungen der Arten enthalten im allgemeinen gute Angaben auch über die Soredienproduktion.

Schon zu Lebzeiten ACHARIUS' begann bekanntlich eine starke Reaktion gegen seine systematischen Arbeiten. In den Jahren 1808—1810 publizierte FLOERKE mehrere kleinere Abhandlungen (FLOERKE 1808, 1809, 1810), in denen er die Meinung verfocht, ACHARIUS habe die Arten zu weitgehend zersplittert und vielfach ganz unbedeutende Modifikationen derselben Art als verschiedene Arten, sogar aus verschiedenen Gattungen, beschrieben. FLOERKE war ein gewissenhafter und erfahrener Systematiker mit scharfem Blick; in vielen Fällen hatte er unzweifelhaft recht, in anderen dagegen hat ihm die spätere Forschung nicht beistimmen können. Aber von seinen Nachfolgern wurde die Reaktion nicht mit derselben kritischen Besonnenheit weitergeführt; vor allem die bekannte Arbeit von J. F. W. MEYER (1825) wurde für die weitere Entwicklung der Lichenologie verhängnisvoll. In dieser Arbeit wurden auf Grundlage von mangelhaften und unrichtigen Beobachtungen den Flechtenarten eine fast unbegrenzte Variationsfähigkeit zugeschrieben und die merkwürdigsten Fälle von "Übergängen" zwischen verschiedenen Acharianschen Arten beschrieben und auf einer schönen, farbigen Tafel abgebildet. Auf die Lichenologie der folgenden Dezennien übte diese Arbeit einen grossen Einfluss aus; ihre wichtigsten Folgen waren eine sehr kollektive Artauffassung und eine weit-

[1] Schon im "Prodromus" (1798) hatte ACHARIUS die Soredien unter dem Namen "Glomeruli" (S. XVI) ganz kurz erwähnt.

gehende Geringschätzung der vegetativen Merkmale, vor allem der Soredien. Man kann diesen Einfluss sehr lange in der Literatur verfolgen; erst sehr allmählich vermochten sich auch die grossen Lichenologen des vorigen Jahrhunderts davon frei zu machen. Unter dem Einfluss der intensiven lichenologischen Forschung der sechziger, siebziger und achtziger Jahre machte sich doch überall eine immer mehr kritische und vorurteilsfreie Auffassung dieser Fragen geltend; von allen führenden Lichenologen wurden alljährlich eine Reihe früher als "sorediöse Formen" verkannter Arten unterschieden. Vor allem NYLANDER hat mit seinem systematischen Scharfblick viel dazu beigetragen, diese verkannten soredientragenden Arten aufzuklären; in vielen Fällen geht die jetzt bestehende Artenauffassung in diesen kritischen Gruppen auf ihn zurück, und nur seine mit den Jahren immer mehr zunehmende Oberflächlichkeit und sein Mangel an scharfer morphologischer Methodik scheinen ihn verhindert zu haben, die Auffassung der "Soredienformen" konsequent zu reformieren. Wie fest aber die alte Anschauung in der Lichenologie noch am Ende des vorigen Jahrhunderts eingewurzelt war, geht aus der Kritik MÜLLERS (ARG.) (1891) gegen WAINIOS grundlegende "Étude" (1890) hervor; die Bemühungen WAINIOS, die Soredien- und Isidienmerkmale bei der Artenbegrenzung mehr als früher zu berücksichtigen, werden von MÜLLER als eine "namenlos leichtfertige Zersplitterung der legitimen aber variablen Species" bezeichnet.

Es war der Wiederbelebung der Flechtenmorphologie um die Jahrhundertswende durch REINKE, DARBISHIRE, BITTER u. a. vorbehalten, der modernen Auffassung der Soredienfrage zum allgemeinen Durchbruch in der Flechtensystematik zu verhelfen. Schon SCHWENDENER (1860) hatte den anatomischen Bau der Soredien und ihre Funktion als vegetative Fortpflanzungsorgane völlig klargelegt. DARBISHIRE (1897, 1898) nahm jetzt die Frage der morphologischen Natur der Soredien zu vertieftem Studium auf. Wenn man von seiner Theorie über die Soredien als "metamorphosierte Apothezien" absieht, die der späteren Kritik nicht standgehalten hat, bleibt als positives Resultat seiner Forschungen eine genaue Kenntnis des Baues der Soredien und eine grössere Würdigung ihrer systematischen Bedeutung bestehen. Daneben wurde von DARBISHIRE (oder eigentlich von REINKE, vgl. DARBISHIRE 1897, S. 37) eine wichtige terminologische Abänderung eingeführt; die "Soredia" von ACHARIUS werden "Sorale" genannt, und der Terminus "Soredie" wird auf

die "Propagula" von ACHARIUS übertragen. Diese Änderung war schon von SCHWENDENER (1860, S. 23) angebahnt ("Wenn man mit dem Worte Soredien die Gesamtmasse der grünen Zellen und des sie umgebenden Fasergeflechtes bezeichnet, so kann eine einzelne Zelle mit ihrer Hülle consequent ein Soredium gennant werden") und hatte sich in der morphologischen Literatur vielfach eingebürgert; in der systematischen Literatur dagegen herrschte die Achariansche Terminologie nach wie vor (der Terminus "Propagula" war jedoch fast niemals in Gebrauch, da ja die Propagula kaum für die Diagnosen von Bedeutung waren). DARBISHIRE hebt selbst hervor, dass "sich die Soredie von ACHARIUS mit seinem Soral deckt"; trotzdem sucht man vergebens nach einer Motivierung der Abänderung. In der späteren morphologischen Literatur ist die Darbishiresche Terminologie allgemein angenommen; in der systematischen findet man jetzt beide Benennungsweisen nebeneinander, was für die Klarheit der Beschreibungen nicht eben günstig ist.

Die für die moderne Auffassung grundlegende Arbeit der Soredienfrage ist aber die *Hypogymnia*-Monographie von BITTER (1901 *a*, vgl. auch 1901 *b*). In dieser Arbeit wird der erste Versuch sowohl einer morphologischen Gliederung der verschiedenen Soredientypen als auch einer systematischen Behandlung einer Flechtengruppe unter völlig konsequenter Berücksichtigung der Soredien durchgeführt. Die Hypogymnien werden von BITTER nach dem Soredientypus in vier Gruppen gegliedert: 1) Diffusae-sorediosae (*Parmelia farinacea*-Typus), 2) Capitatae-soraliferae (*P. tubulosa*-Typus), 3) Labrosae-soraliferae (*P. physodes*-Typus) und 4) Insorediatae. Die verschiedenen Soredientypen werden genau beschrieben in bezug auf ihre äussere und innere Morphologie, Relation zur Umgebung usw.; als Hauptergebnis geht hervor, dass die verschiedenen Soredientypen bei diesen Arten sich fast immer mit einer Reihe anderer morphologischer Merkmale vereinen, dass von einem Übergang zwischen den verschiedenen Typen und einer Veränderung derselben unter dem Einfluss der Umgebung keine Rede sein kann, und dass die Sorediencharaktere für die Abgrenzung der Arten als überaus wichtig bezeichnet werden müssen. Auch aus anderen Gattungen werden eine Reihe von Beispielen, die diese Tatsachen beleuchten, herbeigezogen.

Die Arbeit BITTERS bezeichnet den Anfang einer neuen Epoche in der Geschichte der Lichenologie. Die systematische Wichtigkeit der Sorediencharaktere wird wohl nunmehr von keinem Licheno-

logen — ich sehe hier von B. NILSSON-KAJANUS, dem modernen MEYER, gänzlich ab — ernstlich bestritten, und in den systematischen Arbeiten bemerkt man eine immer stärkere Tendenz zu genauer Berücksichtigung dieser Seite der Morphologie. Aber immer noch findet man in der systematischen Literatur überall Relikte der früheren Auffassungen; die Revision der soredientragenden Arten ist noch gar nicht konsequent durchgeführt worden, vor allem bei den exotischen Flechten. Eine wichtige Ursache dafür, dass die Revision so langsam fortschreitet, ist der Mangel an einem allgemein verwendbaren morphologischen Begriff- und Terminologiesystem; die drei Haupttypen BITTERS können nur als ein Anfang betrachtet werden, die eines weiteren Ausbaus bedürfen, um allgemein verwendbar zu werden. Das einzige, was nach dem Erscheinen von BITTERS Arbeit in dieser Hinsicht geleistet ist, stammt von Prof. R. SERNANDER in Uppsala, der in seinen Vorlesungen seit vielen Jahren das Bittersche Somediensystem weiter ausgebaut hat, leider aber nichts darüber veröffentlicht hat. Sein System der Soredientypen, das für meine Arbeit von grosser Bedeutung war, umfasst folgende Haupttypen: Kugelsorale *(Evernia prunastri)*, Kegelsorale *(Parmelia tubulosa)*, Punktsorale *(Parmelia farinacea)*, Flankensorale *(Ramalina farinacea)*, laterale Helmsorale *(Ramalina pollinaria)* apikale Helmsorale *(Ramalina obtusata, Parmelia physodes)* und Manschettensorale *(Parmelia pertusa)*.

Die Geschichte der Isidien spiegelt in allem wesentlichen diejenige der Soredien vollkommen wieder. Das Wort Isidium wurde von ACHARIUS ursprünglich als Gattungsnamen verwendet; die Auswüchse, die wir jetzt Isidien nennen, wurden von ACHARIUS (Methodus, S. XXII, Univ., S. 12) "Pulvinuli" genannt. Allmählich ging die Bezeichnung "Isidium" von der Gattung *Isidium*, die bald aufgegeben wurde, zu den charakteristischen Organen dieser Gattung, den "Pulvinuli", über. Eine Wiederherstellung des ursprünglichen Terminus erscheint aus keinem Grund erwünscht.

Der wichtigste Beitrag zur Kenntnis der speziellen Morphologie der Isidien hat ohne Zweifel ROSENDAHL (1907) geliefert, der die Isidien der verschiedenen europäischen Parmelien der Gruppe *Cyclocheila* genau beschrieben und abgebildet hat. Wie bei den Soredien hat Prof. SERNANDER in seinen Vorlesungen auch wichtige Beiträge zur Kenntnis der Isidien geliefert; er hat u. a. den Terminus "Isidangium", den ich unten aufnehme, geschaffen und wohl als erster auf die allgemeine Funktion der Isidien als Ausbreitungseinheiten hingewiesen.

In der systematischen Literatur findet man nur selten Beschreibungen der Soredien und Isidien; die wichtigste Ausnahme bildet vielleicht die Bestimmungsschlüssel der braunen Parmelien bei MALME (1910), wo vorzügliche morphologische Analysen der Soredien resp. Isidien bei jeder Art geliefert werden.

III. **Allgemeine Charakteristik der Soredien und Isidien.**

Es liegt nach meiner Meinung gar kein Anlass vor, die von ACHARIUS eingeführte Soredienterminologie, die in der ganzen älteren und einem grossen Teile der neueren systematischen Literatur verwendet ist, zugunsten der Reinke-Darbishire-Bitterschen Terminologie zu verändern. Ich gehe hier nicht von Prioritätsgründen aus, die selbstverständlich der morphologischen Terminologie nicht zu Grund gelegt werden dürfen, sondern von rein praktischen. Reelle Vorzüge hat die neueingeführten Terminologie nicht, für ihre Einführung wurde keinerlei Motivierung vorgebracht, und es kann nur Verwirrung und Irrtümer stiften, wenn man ohne zwingende Gründe einen bleibenden Widerspruch zwischen älterer und neurer flechtensystematischer Literatur schafft.

In der folgenden Darstellung werde ich also als Soredien alle rindenlosen Teile einer Flechte bezeichnen, die eine ungewöhnlich starke Vermehrung der Gonidien und infolgedessen Bildung von aus hyphenumsponnenen Gonidien bestehenden Ausbreitungseinheiten zeigen (vgl. die Abbildungen bei SCHWENDENER, BITTER u. a.); diese Ausbreitungseinheiten bezeichne ich als Soredienkörnchen oder Propagula. Ähnliche Rindendurchbrechungen sind die Pseudozyphellen, die sich von den Soredien dadurch unterscheiden, dass sie entweder gar keine Gonidien enthalten (z. B. die unterseitigen Pseudozyphellen bei *Pseudocyphellaria*, gewissen *Cetraria*-Arten etc.) oder nur ganz zerstreute Gonidien, die keine ungewöhnlich starke Vermehrung zeigen (z. B. die oberseitigen Pseudozyphellen bei gewissen *Parmelia*- und *Cetraria*-Arten, die "Spaltöffnungen" oder "Atemporen" DARBISHIRES [1901 S. 6—7] bei *Ramalina*-Arten [betreffs dieser vgl. auch BRANDT 1906] und die ganz ähnlichen Bildungen bei einzelnen

[1] Betreffs des von VOGLER zuerst eingeführten Begriffs Verbreitungseinheit oder besser Ausbreitungseinheit, vgl. SERNANDER 1906, S. 1.

Alectoria-Arten [vgl. Du Rietz 1924 *b* etc.]). Die gonidienführenden Pseudozyphellen sind im allgemeinen schon makroskopisch leicht von den Soredien zu unterscheiden durch ihre ebene, nicht konvexe, und gewöhnlich nicht deutlich mehlige oder körnige Oberfläche. Sie können sich bei gewissen Arten zu Soredien entwickeln (vgl. Brandt 1906); in diesen Fällen wird natürlich die Grenze zwischen Pseudozyphellen und Soredien weniger scharf.

Unter Isidien verstehe ich hier alle kleineren Thallusauswüchse, die Gonidien enthalten (unabhängig von ihrer vermuteten Funktion, denn es ist nach meiner Meinung nicht zweckmässig, morphologische Begriffe auf ± hypothetische Anschauungen zu gründen). Die Grenze zwischen den Isidien und den gewöhnlichen Thalluslappen ist nicht immer ganz scharf; auch gegen die Papillen oder Warzen des Thallus sind die Isidien nicht leicht abzugrenzen (vgl. z. B. *Parmelia aspidota*). Mit den Haarbildungen, die keine Gonidien enthalten, dürften sie dagegen kaum verwechselt werden können.

IV. Die Haupttypen der Soredien.

A. Diffuses Soredium (soredium diffusum).

Die ganze Rinde oder ein grösserer Teil davon ist in ein zusammenhängendes Soredium aufgelöst.

Beispiele: Viele *Cladonia*-Arten (z. B. *Cl. bacillaris, Cl. digitata, Cl. deformis, Cl. cenotea, Cl. glauca, Cl. fimbriata, Cl. carneola* und *Cl. cyanipes), Crocynia lanuginosa, Haematomma ochroleucum* und *porphyrium, Lecidea lucida* und alle die "*Lichenes imperfecti*", die man jetzt zur Gattung *Lepraria* zusammenfasst.

B. Begrenzte Soredien (soredia limitata).

I. Flächen- oder rand-, bzw. seitenständige Soredien (soredia superficialia, marginalia vel lateralia). Die Soredien treten auf der Oberseite oder am Rand eines dorsiventralen Thallus oder seitlich an einem radiären Thallus auf.

1. Punktsoredien (soredia punctiformia).

Die Soredien entstehen als sehr kleine punktförmige Durch-

brechungen der Rinde, die sich im allgemeinen später ± vergrössern können und manchmal sogar zuletzt zu einem ± zusammenhängenden, anscheinend diffusen Soredium zusammenfliessen können.

Beispiele: *Phlyctis argena, Parmelia farinacea* (vgl. BITTER l. c.), *P. subphysodes, P. revoluta* und *P. caperata* (vgl. BITTER 1901 *b*, S. 175), *Usnea hirta, Evernia mesomorpha, Letharia vulpina.*

2. Fleckensoredien (soredia maculiformia).

Die Soredien entstehen als rundliche oder längliche Flecken, die schon an einem sehr frühen Stadium grösser als die Punktsoredien sind und im allgemeinen schärfer als diese begrenzt sind. Wie diese können sie zu zusammenhängenden grösseren Soredienkomplexen zusammenfliessen. Ihr Relief ist sehr variabel, im allgemeinen eben oder schwach konvex bis halbkugelförmig, seltener fast kugelig (z. B. *Parmelia incurva* und *Usnea sulphurea*).

Beispiele: a. — Krustenflechten: *Pertusaria amara, P. globulifera, P. lactea* (vgl. DARBISHIRE 1897).

b. — Dorsiventrale Blatt- und Strauchflechten (im allgemeinen superfiziale Soredien): *Peltigera erumpens, Lobaria pulmonaria* (auch schön marginal), *L. scrobiculata, Pseudocyphellaria crocata, Ps. Mougeotiana* (nur marginal), *Parmeliopsis ambigua, P. hyperopta, Parmelia sorediata, P. incurva, P. furfuracea* var. *soralifera, P. laevigata, P. dubia, Cetraria islandica* var. *sorediifera* und analoge, zufällige Varietäten bei einer Reihe anderer *Cetraria*-Arten (vgl. unten), *Evernia prunastri* (fast nur marginal), *Physcia orbicularis, Ph. elaeina, Ph. caesia.*

c. — Isolaterale Strauchflechten: Mehrere *Roccella*-Arten (vgl. DARBISHIRE 1898), *Ramalina farinacea* (meistens nur marginal), *R. pollinaria* (meistens sowohl marginal als auch auf beiden Breitseiten, daneben auch apikale Lippensoredien).

d. — Radiäre Strauchflechten: *Alectoria Fremontii, A. jubata, A. nidulifera, A. simplicior, A. sarmentosa* var. *sorediosa, Usnea glabrescens* (=*sorediifera*), *U. sulphurea.*

3. Spaltensoredien (soredia rimiformia).

Die Soredien entstehen als lange schmale Spalten. Seltener Typus, bisher nur bei ganz wenigen Blattflechten notiert.

Beispiele: *Pseudocyphellaria granulata, Parmelia sulcata.*

4. Bortensoredien (soredia limbiformia).

Die Soredien entstehen am Rand eines blattförmigen Thallus und bilden eine zusammenhängende Borte längs diesen Rand.
Beispiele: *Peltigera scutata, Pseudocyphellaria aurata, Parmelia fraudans, P. cetrarioides, Cetraria Oakesiana, C. complicata, C. chlorophylla, C. pinastri, Physcia grisea.*

5. Manschettensoredien (soredia maniciformia).

Die Soredien entstehen an der Oberseite eines blattförmigen, ausgehöhlten und ± aufgeblasenen Thallus um ein Loch oder werden erst später durchlöchert; sie können auch apikal auf kleinen aufrecht wachsenden Kurzzweigen, die auf der Oberseite der Thalluslappen entspringen und dann an der Spitze durchlöchert werden, entstehen. Sehr seltener Typus, der nur in der Gattung *Parmelia,* Subgenus *Menegazzia* vorzukommen scheint.
Beispiel: *Parmelia pertusa.*

II. Spitzenständige Soredien (soredia apicalia vel subapicalia). Die Soredien treten nur an den Spitzen der Thalluslappen eines dorsiventralen oder radiären Thallus auf.

1. Kopfsoredien (soredia capitiformia).

Die Soredien entstehen rein apikal an den Enden der Lappen einer radiären oder eines aufgeblasenen dorsiventralen Thallus und umschliessen die Thallusspitze als halbkugelförmige Kalotten.
Beispiele: *Parmelia tubulosa* und *P. obscurata* (vgl. Bitter l. c.).

2. Halbkopfsoredien (soredia subcapitiformia).

Die Soredien bilden sich subapikal an der Oberseite eines dorsiventralen, nicht aufgeblasenen Thallus; die Lappenenden können sich dabei oft wölben, so dass die Soredien auf der Oberseite eines Helmes sitzen und den echten Kopfsoredien recht ähnlich sein können.
Beispiele: *Parmelia sinuosa, P. reticulata* (vgl. Du Rietz 1924 *b*). Bei dieser Art und bei einigen Arten der *P. perlata*-Gruppe, die auch ± typische subcapitiforme Soredien haben, sitzen die Soredien an den Enden von ganz kurzen Lappen und fliessen später oft zu einem zusammenhängenden Rande zusammen.

Einen Übergangstypus zwischen den capitiformen und subcapitiformen Soredien findet man bei einigen *Ramalina*-Arten mit isolateralem Thallus, bei denen die Soredien subapikal entstehen, sich aber recht bald kopfförmig über die Spitzen wölben, so dass sie dann als echt apikal aussehen. Beispiel: *R. strepsilis.*

3. Lippensoredien (soredia labriformia).

Die Soredien entstehen apikal an der Spitze der Lappen eines isolateralen oder dorsiventralen Thallus, vergrössern sich aber nicht kopfförmig sondern als eine plane oder konkave Fläche, welche das obere und das untere Ende der nichtsorediösen Rindenpartien auseinanderschiebt, so dass die Thallusspitzen zweilippig erscheinen. Ganz typische Lippensoredien kommen bei *P. physodes* und *P. vittata* vor (vgl. Bitter l. c.), wo die Thalluslappen stark aufgeblasen und hohl sind, sowie bei *Ramalina pollinaria*, wo auch die seitenständigen Fleckensoredien oft eine Tendenz zu lippenförmiger Ausbildung zeigen. Weniger typisch treten sie an den nicht aufgeblasenen Lappen von *Physcia tribacia, Ph. tenella* (vgl. Bitter 1901 *a*, S. 432) und *Xanthoria fallax* auf.

4. Gewölbesoredien (soredia forniciformia).

Die Soredien entstehen anfangs wie die Lippensoredien, bekommen aber dann durch den starken, helmartigen Zuwachs der oberen Lippe eine gewölbeartige Form. Die Lippensoredien bei *Parmelia physodes* können sich oft zu ± typische Gewölbesoredien entwickeln; typische gewölbesoredientragende Arten sind *Ramalina obtusata* (vgl. Bitter 1901 *a*, S. 435) und *Physcia ascendens* (vgl. Bitter l. c., S. 434).

III. Isidiale Soredien (soredia isidialia).

Die Soredien entstehen durch Aufbersten der Enden von Isidien oder durch Abbrechen derselben.

Beispiele: *Parmelia subaurifera* und *P. subargentifera* (die Soredien entstehen am Ende von warzenförmigen oder kurz zylindrischen, superfizialen, zerstreuten Isidien), *P. isidiotyla, Cetraria glauca, Xanthoria candelaria* und *Physcia nigricans* (Floerk.) DR. (vgl. Du Rietz 1924 *d*) (die Soredien entstehen an den Spitzen von korallenförmigen Isidien oder durch Abbrechung derselben, vgl. unten S. 382, sekundäre Soredien bei Lynge 1916, S. 83).

V. Die Haupttypen der Isidien.

A. Autonome Isidien.

Die Isidien entstehen durch einfache Ausstülpung der Thallusrinde, superfizial oder marginal.

Eine natürliche morphologische Gliederung dieses Typus ist nicht leicht durchzuführen. Bei gewissen Gattungen scheint es sehr zweckmässig, sie in superfiziale und marginale einzuteilen, so z. B. bei den Stictaceen, wo die beiden Typen recht scharf getrennt sind. Bei anderen Gattungen, z. B. bei *Peltigera,* kommen superfiziale und marginale Isidien bei derselben Art normal vor. Ähnlich sind die Verhältnisse auch bei einer Gliederung nach der Form der Isidien: in einigen Gattungen ist die Form sehr konstant bei den einzelnen Arten, in anderen können die Isidien bei derselben Art z. B. als zylindrische anfangen und sich später zu ganz typischen schuppenförmigen entwickeln. Trotzdem scheint mir das letztere Einteilungsprinzip am meisten praktisch anwendbar.

1. Warzenförmige Isidien (isidia verruciformia).

Die Isidien entwickeln sich nur zu kleinen Warzen, die in den von mir näher studierten Fällen entweder eine Pseudozyphelle an der Spitze tragen *(Parmelia aspidota,* vgl. ZUKAL 1895 und ROSENDAHL 1907) oder isidiale Soredien entwickeln *(P. subaurifera* und *P. subargentifera,* vgl. oben). Die warzenförmigen Isidien scheinen nicht als Ausbreitungseinheiten funktionieren zu können (in Gegensatz zu den folgenden Typen); bei einer funktionellen Begrenzung des Isidienbegriffes wären sie somit nicht als Isidien zu betrachten.

2. Zylindrische Isidien (isidia cylindrica).

Die Isidien entwickeln sich zu kürzeren oder längeren, zylindrischen Gebilden, die entweder unverzweigt bleiben oder sich ± reich verzweigen können. Dies ist der häufigste Isidientypus.

Beispiele (wo nicht anders bemerkt wird, sind die Isidien superfizial und gleichmässig zerstreut): *Pertusaria corallina, Sticta fuliginosa* und *St. silvatica, St. Weigelii* (marginal), *Parmeliopsis aleurites, Parmelia furfuracea, P. conspersa, P. fuliginosa, P. saxatilis,*

P. tiliacea (= *scortea*), *Cetraria norvegica*. — Bei *Parmelia crinita* Ach. (= *P. pilosella* Hue) sind die zylindrischen Isidien mit langen terminalen und lateralen Haaren versehen.

3. Keulenförmige Isidien (isidia claviformia).

Die Isidien entwickeln sich zu keulenförmigen, hohlen Gebilden, die später ± schuppenförmig werden können. Seltener Typus, ganz typisch nur bei *Parmelia exasperatula* (zerstreute superfiziale Isidien) notiert.

4. Schuppenförmige Isidien (isidia squamiformia).

Die Isidien bilden ± unregelmässig geförmte Schuppen von verschiedener Form; sie sind im allgemeinen sowohl superfizial als auch marginal.
Beispiele: *Peltigera lepidophora* (Schuppen nur superfizial, horizontal liegend, zerstreut), *Peltigera praetextata* (Schuppen superfizial und marginal, ± vertikal gestellt und in Isidangien von unregelmässiger Form vereint; betreffs dieser beiden Arten vgl. Du Rietz 1915, 1922 und Linkola 1922), *Nephroma resupinatum*.

5. Korallenförmige Isidien (isidia coralliformia).

Unter diesem Haupttypus vereinige ich vorläufig einige recht verschiedene Isidientypen, deren gemeinsames Charakteristikum vor allem das ist, dass die Isidien wenigstens teilweise ± perlenschnurartig verdickt sind. Bei *Parmelia isidiotyla* (vgl. Rosendahl 1907, Tab. XXVII Fig. 9, 10) fangen die Isidien als einfache, kugelige Auswüchse auf der Thallusoberfläche an, die sich später verzweigen und zu dichten, unregelmässig geformten Isidienhäufen auswachsen, deren einzelne Glieder bei einer näheren Analyse ± perlenschnurartig erscheinen und an den Enden oft in Soredien bersten. Bei *Physcia sciastra* (Ach.) DR. (vgl. Du Rietz 1925) findet man denselben Isidientypus wieder, nur sind die Isidien hier zarter, meistens marginal und nur ausnahmsweise soredienbildend. Bei *Physcia nigricans* und *Xanthoria candelaria* entstehen die Isidien als kugelförmige Auswüchse am Rande der apikalen Thalluslappen; später lösen sich meistens die ganzen Apikalteile der Lappen in unregelmässig perlenschnurförmigen Isidien auf, die ± reichlich in Soredien bersten (vgl. Du Rietz 1925). Bei

Cetraria glauca lösen sich die Ränder der Thalluslappen in reichverzweigten Isidien auf, deren basale Teile ± abgeplattet sind, während die feineren Zweige zylindrisch und unregelmässig perlenschnurartig verdickt sind; sie bersten ± reichlich in Soredien. Und bei *Umbilicaria pustulata* endlich findet man ungefähr denselben Typus wieder, nur mit dem Unterschied, dass die Isidien hier superfizial sind und keine Soredien entwickeln. — Eine Grenze zwischen diesem Isidientypus und den reicher verzweigten zylindrischen Isidien, die oft ± unregelmässig verdickt sein können, lässt sich kaum ziehen.

B. **Sorediale Isidien (isidia sorediala).**

Die Isidien entstehen durch Auswachsen von Soredienkörner. Sie können entweder punktsoredial und ± zerstreut, fleckensoredial, in welchem Falle sie immer in Isidangien vereint sitzen, oder bortensoredial sein.

In bezug auf ihre Form sind sie weniger konstant als die autonomen Isidien. Sie fangen im allgemeinen als warzenförmig-zylindrisch an, werden dann ± langgestreckt zylindrisch und verzweigt und können zuletzt typisch schuppenförmig werden.

Beispiele: a. Punktsoredial: *Usnea hirta, Letharia vulpina.*

b. Fleckensoredial: *Lobaria pulmonaria, Alectoria nidulifera.*

VI. **Die systematische Bedeutung der Soredien und Isidien.**

1. **Die genotypische Konstanz der Soredien- und Isidienproduktion.**

Wenn wir die systematische Bedeutung der Soredien und Isidien näher analysieren wollen, müssen wir zuerst die Frage behandeln, in welchem Grade die Soredien- und Isidienproduktion phänotypisch modifizierbar ist, eine Frage, die sich ja infolge der Unkultivierbarkeit der Flechten der Kulturmethodik entzieht, die sich aber auch sehr gut durch vergleichende Beobachtungen in der Natur studieren lässt. Wenn zwei verschiedene Formen in der Natur regelmässig Seite bei Seite unter völlig einheitlichen Standortsfaktoren wachsen, ohne Übergänge zu zeigen, dann kann man wohl als bewiesen ansehen, dass die beiden Formen nicht nur Modifikationen desselben Genotyps sind. Dies ist auch fast

immer der Fall mit den durch Vorkommen und Fehlen der Soredien-(resp. Isidien-)Produktion charakterisierten Parallelformen von Flechten. J a i c h w a g e s o g a r z u b e h a u p t e n, d a s s i c h i n k e i n e m e i n z i g e n F a l l e i n e S o r e d i e n- o d e r I s i d i e n f o r m e i n e r n o r m a l n i c h t s o r e d i e n-(r e s p. i s i d i e n-)t r a g e n d e n F l e c h t e n a r t g e s e h e n h a b e, d i e m a n a l s e i n e M o d i f i k a t i o n e r k l ä r e n k ö n n t e. Ich sehe hierbei von einigen zweifelhaften Fällen ab, wo ich eine offenbar rein krankhafte Soredienbildung gesehen habe, die sich mit einer normalen auch rein morphologisch kaum verwechseln lässt. Dagegen kenne ich eine sehr grosse Menge von Fällen, wo die Mengenverhältnisse der Soredien- und Isidienproduktion sehr stark modifizierbar sind (vgl. unten).

Die Übergänge zwischen soredien-(resp. isidien-)losen und soredien-(resp. isidien-)produzierenden Arten an verschiedenen Teilen desselben Individuums, die man in der Literatur hie und da erwähnt findet, sind alle (vgl. Bitter 1904, Erichsen 1918 und Malme 1914) auf ungenügende Beobachtung zurückzuführen. Auch die verschiedenen Soredientypen verhalten sich gegen äussere Einwirkungen vollkommen konstant.

2. Sind die soredien-(resp. isidien-)losen und die soredien-(resp. isidien-)produzierenden Formen scharf getrennt oder nicht?

Damit, dass die soredien-(resp. isidien-)produzierenden Flechtenformen genotypisch konstant sind, ist natürlich nicht gesagt, dass man sie als Arten betrachten soll. Denn eine Art besteht ja bekanntlich im allgemeinen nicht aus einem einzigen Genotyp, sondern aus einem Komplex von einander nahe stehenden Genotypen, der von anderen ähnlichen Komplexen (= anderen Arten) scharf abgegrenzt ist (vgl. Du Rietz 1923, S. 238). Man könnte sich also sehr gut denken, dass es Flechtenarten gäbe, die aus einer Reihe Genotypen beständen, die von den völlig soredien-(resp. isidien-)losen zu den reich soredien-(resp. isidien-)tragenden eine ziemlich kontinuierliche Reihe bildeten. Ich kenne tatsächlich auch solche Fälle — aber gerade in diesen Fällen hat auch kein Systematiker Elementararten nach der Soredienproduktion aufgestellt. Das schönste Beispiel ist *Alectoria jubata* (L.) Ach. (vgl. Du Rietz 1924 *b*), die aus sowohl völlig soredienlosen als auch sehr

schwach soredienproduzierenden und reich soredienproduzierenden Formen besteht, die offenbar (nach ihrem Auftreten in der Natur) nicht Modifikationen sondern genotypisch konstante Einheiten sind. Eine Aufteilung dieser Art in Elementararten nach der Soredienproduktion ist ganz einfach praktisch unmöglich — und gerade deshalb ist sie auch niemals durchgeführt worden.

Solche Fälle, wo Formen mit konstant ganz vereinzelter Soredienproduktion den Übergang zwischen den soredienlosen und den normal soredienproduzierenden Formen vermitteln, sind aber Ausnahmen, nicht Regel; im allgemeinen existiert zwischen den soredienlosen und den soredienproduzierenden Formen ein deutlicher Sprung. Dass ganz junge Individuen einer soredienproduzierenden Art soredienlos sein können, kommt dagegen nicht selten vor und kann natürlich leicht zu Irrtümern Anlass geben. Ebenso kann manchmal ein scheinbarer Übergang (besonders in den Herbarien, seltener in der Natur) dadurch zustande kommen, dass normal reich soredienproduzierende Arten unter gewissen Standortsverhältnissen schwach soredienproduzierende Modifikationen ausbilden können. Alle solche Fälle lassen sich aber durch Naturbeobachtungen ganz leicht aufklären.

Dass oben Gesagte gilt auch von den Isidienformen. Ich kann mich aber keines Falls erinnern, wo ich wirkliche Übergänge (analog dem oben behandelten Fall mit *Alectoria jubata*) zwischen isidienproduzierenden und isidienlosen Formen gesehen habe.

3. Sind die scharf getrennten "Soredienformen" (resp. "Isidienformen") immer als Arten zu betrachten oder nicht?

Wir haben also gefunden, dass die meisten sogenannten "Soredienformen" (resp. "Isidienformen") von ihren soredien-(resp. isidien-)losen "Parallelformen" scharf getrennt sind. Aber sind sie trotzdem immer auch als getrennte Arten zu betrachten? Auch die weissblütige *Campanula persicifolia* ist ja von ihrer normalen Form ganz scharf getrennt — aber trotzdem dürfte es niemand einfallen, sie als eigene Art aufzustellen.

Es gilt in dieser Frage dasselbe wie in fast allen ähnlichen systematischen Fragen — sie lässt sich nicht generell, sondern nur von Fall zu Fall beantworten. Und wie fast alle ähnliche Fragen lässt sich auch diese Frage für jeden speziellen Fall nur durch eingehende Naturstudien beantworten. Der entscheidende Faktor

in solchen Fällen ist nähmlich das Verhältnis der Formen zu einander in der Natur.

Wir müssen dann erst die Fälle ausscheiden, wo sich die sogenannten Parallelformen nicht nur durch die Verschiedenheiten in der Soredien- (resp. Isidien-)Produktion, sondern auch durch eine Reihe anderer Merkmale unterscheiden — und ein eingehendes Studium der speziellen Fällen lernt, dass dies eher als Regel denn als Ausnahme betrachtet werden muss. Die soredien-(resp. isidien-) tragenden Formen unterscheiden sich tatsächlich in den meisten Fällen recht bedeutend durch eine Reihe von morphologischen Eigentümlichkeiten, die mit der Soredien-(resp. Isidien-)Produktion offenbar nichts zu tun haben, von ihren sogenannten soredienlosen Parallelformen — d. h. es handelt sich in diesen Fällen um gar keinen wirklichen Parallelformen. Gute Beispiele liefern die Artenpaare *Parmelia molliuscula (=stenophylla)* und *P. conspersa* (vgl. LYNGE 1921, S. 149—152; DU RIETZ 1924 *c*), *P. tiliacea* und *P. quercina, Gyrophora polyphylla* und *G. deusta, Pseudocyphellaria Freycinetii* und *Ps. chloroleuca* (vgl. DU RIETZ 1924 *a*), *Cetraria juniperina* und *C. pinastri, Usnea florida* und *U. glabrescens (=sorediifera,* vgl. LYNGE 1921, S. 229) sowie die Parmelien der *Hypogymnia*- (vgl. BITTER 1901 *b*) und der *Olivacea*- (vgl. ROSENDAHL 1907) Gruppen. Ein besonders schönes Beispiel liefert *Peltigera scutata,* die von den Lichenologen abwechselnd als "Sorediénform" von *P. polydactyla* und von *P. scabrosa* behandelt worden ist, die aber in Wirklichkeit keine wirkliche soredienlose Parallelform bezitzt (vgl. DU RIETZ 1922, S. 215).

Wir kehren dann zu den Fällen zurück, wo tatsächlich die Soredien-(resp. Isidien-)Produktion und davon direkt abhängigen Merkmalen wie Apothezienproduktion die einzigen wirklich systematisch greifbaren Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen sind, wo wir also mit wirklichen Parallelformen zu tun haben. Wir begegnen hier zwei prinzipiell verschiedene Typen von Soredienformen (von Isidienformen ist mir nur der zweite Typus bekannt).

Der erste Typus besteht aus den Soredienformen, die nur ganz zufällig und im allgemeinen sehr selten, oft an geographisch sehr weit entfernten Lokalitäten auftreten. Wir haben hier mit wirklichen Parallelfällen zu den oben erwähnten weissen Glockenblumen zu tun. Es ist in diesen Fällen gans offenbar, dass die betreffenden seltenen, abweichenden Formen nur ganz zufällig an verschie-

denen Orten entstehen und in der Natur aus verschiedenen Gründen nicht vital sind, sondern rasch wieder zu Grunde gehen. Von einer selbständigen geographischen Verbreitung kann hier nicht die Rede sein. In diesen Fällen dürften wohl nur sehr wenige Lichenologen die betreffenden Formen als Arten betrachten wollen.

Schöne Beispiele dieses Typus von Sorediенformen, denen ich den Rang von Varietäten zuteilen möchte, finden sich besonders in der Gattung *Cetraria*. Ich werde in einer anderen Arbeit eine Reihe solcher Varietäten näher behandeln und möchte sie hier nur ganz kurz erwähnen. Von *C. cucullata* ist eine Form mit Bortensoredien (var. *sorediata* Schaer.) einmal in der Schweiz und einmal in Schweden gefunden worden. Von *C. nivalis* ist eine Varietät mit Fleckensoredien aus der Schweiz und aus zwei weit entfernten schwedischen Lokalitäten bekannt. Von *C. juniperina* habe ich auf dem Alvar von Öland eine Varietät mit Fleckensoredien (var. *pseudopinastri* DR.[1], ein einziges Individuum in einer Massenvegetation von typischer *C. juniperina* f. *terrestris*) gefunden; ebenso eine fleckensoredientragende Parallelvarietät zu var. *alvarensis* (var. *alvarensiformis* DR.[2]). Von *C. islandica* ist eine Varietät mit Fleckensoredien (var. *sorediata* Schaer.) einige Male in der Schweiz, Oberpfalz, Mähren und nördlichem Lappland gefunden; entsprechende Varietäten von *C. aculeata* und *C. odontella* (var. *sorediata* DR.[3]) sind je einmal im nördlichen

---

[1] *Cetraria juniperina* (L.) Ach. var. **pseudopinastri** DR. n. var. — Soredia superficialia et praesertim marginalia, maculiformia, demum ± confluentia et sublimbiformia, farinosa, intense citrina. Cetera ut in typo. A *C. pinastri* differt thallo validiore et magis fruticuloso atque sorediis maculiformibus (non vero limbiformibus). Hab. in Oelandia inter typo.

[2] *Cetraria juniperina* (L.) Ach. var. **alvarensiformis** DR. n. var. — Soredia lateralia, maculiformia, rotundata vel demum difformia, ± convexa, farinosa, intense citrina, supra thallo sparsa. Cetera ut in var. *alvarensi*. — Hab. in Oelandia inter var. *alvarensi*.

[3] *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. var. **sorediata** DR. n. var. — Soredia apicalia, capitiformia, subglobosa vel semiglobosa, obscure vel pallide caesia vel caesioalbida, farinosa, apici ramulorum thalli vel praesertim apici spinarum lateralium parce affixa. Etiam soredia lateralia, ex pseudocyphellis lateralibus evoluta, raro occurunt. Cetera ut in typo. — Hab. in Vålåsjöfjället Herjedaliae 1 445 m s. m. (leg H. Smith 1914, herb. DR).

Cetraria odontella Ach. var. **sorediata** DR. n. var. — Soredia superficialia, marginalia et apicalia, maculiformia et capitiformia, rotundata, primum plana, dein semiglobosa, obscure vel pallide caesia vel caesioalbida, farinosa, ± copiosa. Cetera ut in typo. — Hab. in insula Hemsö Angermanniae (leg. S. et E. Almquist 1873, herb. Ups.).

Schweden gefunden. Von *C. commixta* hat LETTAU (1918, S. 119) eine f. *serediella* mit Bortensoredien an einem einzigen Fundort in der Schweiz gesammelt.

Vollkommen analoge Soredienvarietäten kommen bei verschiedenen Arten der Gattung *Cladonia* vor, z. B. *Cl. rangiferina* (m. *soralifera* SANDST. 1922, S. 99, SANDST. Clad. exs. nr. 292, nur dreimal in verschiedenen Teilen von Deutschland gefunden), *Cl. silvatica* (m. *sorediata* SANDST. 1921, S. 102, SANDST. Clad. exs. nr. 719, viermal in verschiedenen Teilen von Mitteleuropa und einmal in Südschweden gefunden), *Cl. mitis* (m. *soralifera* SANDST. 1922, S. 111, SANDST. Clad. exs. nr. 121 und 402, von 5 nordwestdeutschen Lokalitäten angegeben), *Cl. impexa* (f. *sorediosa* BOULY DE LESDAIN, S. 55, bei Dunkerque einmal gefunden), *Cl. rangiformis* (f. *servediophora* [Nyl.] WAIN. 1887, S. 368, SANDST. 1922, S. 169, einmal in Baden und einmal in Mähren gefunden). Die sehr seltene, nur dreimal in Norwegen, Schweden und Finland gefundene *Alectoria sarmentosa* var. *sorediosa* (Lång) DR. (vgl. DU RIETZ 1924 *b*, S. 145) ist auch als ganz analog zu betrachten. Auch die von BITTER (1901 *a*, S. 482—484) von *Parmelia furfuracea* beschriebene var. *soralifera* ist in diese Kategorie einzuordnen; sie ist an ganz vereinzelten Lokalitäten in den verschiedensten Teilen von Europa angetroffen worden, überall in vereinzelten Individuen unter der normalen *P. furfuracea* (vgl. MALME 1915, S. 251, LYNGE 1921, S. 142). Selbst habe ich diese Varietät nur einmal gefunden, nämlich in der Schweiz, Kt. Graubünden, Val Poschiavo, auf Lärchen bei Cavaglia, einzelne Individuen in Massenvegetation von typischer *P. furfuracea*.

Wie oben gesagt, möchte ich die Soredienformen von diesem Typus als Varietäten behandeln, nicht als Arten aufstellen. Sie sind offenbar genotypisch konstant, denn sie wachsen immer mit ihren nicht soredientragenden Parallelformen gemischt unter ganz denselben Verhältnissen. Ob sie als Mutationen oder Neukombinationen aufzufassen sind, lässt sich gegenwärtig nicht entscheiden — jedenfalls sind sie offenbar nicht vital, denn sonst würden sie sich vermeheren und zu selbständig verbreiteten Arten entwickeln.

Einen Übergang zu den wirklich getrennten Sorediearten bildet die Soredienform von *Cetraria Delisei* (f. *sorediifera* Malme, Lich. suec. exs. nr. 503). Sie tritt in der schwedischen Gebirgskette hie und da von Torne Lappmark in Norden bis Härjedalen in Süden auf (ich kenne sie gegenwärtig von je einer Lokalität in Torne Lappmark, Lule Lappmark, Jämtland und Härjedalen, anscheinend

überall massenhaft und in reinen Beständen an begrenzten Flecken, nicht mit der normalen *C. Delisei* gemischt. Eine Modifikation ist sie ohne Zweifel nicht, denn sie kommt an ganz ähnlichen Standorten wie die Hauptform vor. Sie scheint aber auch keine wirkliche Art zu sein, denn die Fundorte liegen ganz isoliert und sie ist wahrscheinlich an jedem Fundort isoliert entstanden. Aber sie scheint viel vitaler als die oben erwähnten sorediösen *Cetraria*-Formen zu sein, und ich möchte dies dadurch hervorheben, dass ich sie nicht nur als Varietät sondern als Subspezies auffasse (*C. Delisei *sorediifera* [Malme] DR.[1]). Vielleicht ist sie auf dem Wege, sich zu einer selbständig reproduzierenden Art zu entwickeln (aber dort an mehreren Lokalitäten). Einen analogen Fall bildet wahrscheinlich *Cetraria hepatizon *Frostii* (Tuck.) DR.[2], eine *C. hepatizon* mit Bortensoredien, die bisher nur in Nordamerika gefunden ist.

Die ganz überwiegende Menge der sogenannten Sorediénformen, d. h. die Formen, die sich von ihrer soredienlosen Parallelform nur durch die Soredienproduktion und mit denselben zusammenhängenden Eigenschaften (Apothezienentwicklung) unterscheiden, zeigen aber eine ganz andere Weise von Auftreten. Sie treten nicht wie die oben behandelten Formen an isolierten Standorten hie und da im Verbreitungsgebiete der "Normalform" auf, sondern zeigen eine zuzammenhängende, selbständige Verbreitung, die mit derjenigen der "Normalform" sich im allgemeinen nicht deckt und in vielen Fällen diese sogar teilweise ausschliesst. Ich werde nur ganz wenige Beispiele anführen.

Evernia mesomorpha Nyl., eine zirkumpolare Art der nördlichen Halbkugel, die in Europa ausgesprochen kontinental ist und im nördlichen Asien offenbar ihre Hauptverbreitung hat, ist immer mit Punktsoredien dicht besetzt und bildet fast niemals Apothe-

---

[1] *Cetraria Delisei* (Bory) Th. Fr. **sorediifera* (Malme) DR. (syn. *C. Delisei* f. *sorediifera* Malme, Lich, suec. exs. nr. 503 [nomen nudum]). — Soredia superficialia et marginalia, primum rotundata demum difformia et saepe $\pm$ confluentia, $\pm$ convexa, alba vel raro caesioalbida farinosa $\pm$ copiosa. Cetera ut in typo. — Hab. in alpibus Sueciae.

[2] *Cetraria hepatizon* (Ach.) Wain. **Frostii* (Tuck.) DR. (syn. *Parmelia Frostii* Tuck. in sched. Cfr. Tuck., Syn. N. Am. Lich. 1 [1882], p. 34). — Soredia marginalia et raro superficialia, maculiformia, demum saepe $\pm$ limbiformia, albida vel caesioalbida, farinosa vel granulosa, copiosa. Cetera ut in typo. Apothecia ignota. — Hab. in America boreali (White Mountains; Mt Desert, Me; Brattleborough, Vt; Delaware Water Gap [Tuck. l. c.]).

zien aus. In den östlichsten Ländern von Asien (im östlichen Sibirien und in Japan) wird sie aber anscheinend fast vollständig von einer soredienlosen und reich apothezientragenden Parallelform ersetzt (*Evernia esorediosa* [Müll. Arg.] DR.[1]), die nur aus diesem Gebiete bekannt ist und dort recht häufig zu sein scheint. Es scheint mir ganz selbstverständlich, dass man diese beiden vikariierenden Formen als gute Arten betrachten muss.

Ähnlich sind die Verhältnisse bei dem Artenpaar *Letharia vulpina* (L.) Wain. und *L. californica* (Lév.) Hue emend. DR.[2], die erste mit Punktsoredien, die zweite nicht sorediös. *L. vulpina* ist zirkumpolar, *L. californica* kommt nur in pazifischen Nordamerika vor, *L. vulpina* scheint aber im ganzen Verbreitungsgebiete von *L. californica* vorzukommen. Es ist ja ganz klar, dass diese beiden Formen als selbständige, stabile Arten mit eigener Reproduktion zu betrachten sind.

Ein ganz analoges Beispiel bietet die *Parmelia furfuracea*-Gruppe dar. Zopf (1903) u. a. haben versucht, die gutbekannte, sehr variable Art *Parmelia furfuracea* vorwiegend nach chemischen Merkmalen, aber auch nach der Reichlichkeit der Isidienproduktion etc. in eine Reihe von Elementararten aufzuteilen. Eine von diesen (*P. furfuracea* var. *soralifera*) habe ich schon oben als Beispiel für zufällig auftretende Soredienvarietäten erwähnt. Die übrigen haben nach meiner Erfahrung einen sehr geringen systematischen Wert; sowohl chemische Reaktionen als auch Reichlichkeit der Isidienproduktion, Form und Breite der Thalluslappen etc. variieren offenbar bei dieser Art innerhalb sehr weiten Grenzen ziemlich kontinuierlich. Bei der europäischen *P. furfuracea* sind jedoch Isidien in grösserer oder kleinerer Menge immer vorhanden. In Nordamerika aber findet man in den südlichen Staaten sowie in Mexico eine völlig sorediénfreie Parallelart, *P. Cladonia* (Tuck.) DR.[3], deren Verbreitungsgebiet nur einen geringen Teil desjenigen von *P. furfuracea* umfasst, die aber in diesem Teil offenbar recht häufig ist.

---

[1] Syn. *Evernia mesomorpha* f. *esorediosa* Müll. Arg., Lich. Beitr. nr. 1593 (1891) et Lich. Miyosh. (1891), p. 122. — *Letharia thamnodes* f. *esorediosa* Hue, Lich. extraeur. II (1899), p. 58 (descr. bon.).

[2] *Letharia californica* Hue, Lich. extraeur. II (1899), p. 57 (ubi synonymia) pro parte (excl. formis sorediosis).

[3] *Parmelia Cladonia* (Tuck.) DR. n. sp. (syn. *Evernia furfuracea* β *Cladonia* Tuck., Syn. Lich. New England [1848], p. 12; Syn. N. Am. Lich. I [1882], p. 39). — A *P. furfuracea* differt praesertim isidiis nullis. — Exs.: Cum. II 12, Tuck. 56.

In Gegensatz zu *P. furfuracea* var. *soralifera* haben wir es offenbar hier mit einer ganz selbständigen Art zu tun, die nicht nur zufällig auftritt, sondern sich in einem eigenen, zusammenhängenden Verbreitungsgebiete selbständig verjüngt.

Auch das Artenpaar *Caloplaca elegans* (Link.) Th. Fr. und *C. sorediata* (Wain.) DR.[1] sei in diesem Zusammenhang angeführt. Beide sind in der skandinavischen Gebirgskette (ebenso wie in den Alpen und in der Arktis) verbreitet, *C. elegans* sehr häufig, *C. sorediata* etwas seltener (bisher meistens übersehen). Ausserhalb der Gebirgskette findet man in Skandinavien *C. elegans* auf Uferfelsen am Wetter-See und als grosse Seltenheit an einzelnen Stellen auf Steinen in den Flugsandfeldern an der Ostseeküste sowie auf Uferfelsen an der nordnorwegischen Küste. *C. sorediata* dagegen tritt im Urkalkgebiet des Stockholmer Skärgård massenhaft und als eine der häufigsten Flechtenarten auf den Kalkfelsen am Meeresufer auf; auch in Nordnorwegen habe ich sie an ganz analogen Standorten gefunden. Die beiden Arten, die sich wesentlich durch die Soredienproduktion zu unterscheiden scheinen, zeigen also in ihrer Verbreitung eine grosse Selbständigkeit, die nach meiner Ansicht jeden Zweifel über ihr Artenrecht beseitigt.

Ich möchte meine Ansicht über den systematischen Wert der "Soredienformen" so zusammenfassen: Wenn sie nur zufällig im Verbreitungsgebiete der soredienlosen Parallelformen auftreten, sind sie nur als Varietäten, wenn sie aber eine selbständige Verbreitung zeigen, als Arten zu betrachten.

VIII. Die ökologische Bedeutung der Soredien und Isidien.

1. Die Funktion der Soredien und Isidien.

Dass die Soredien als Ausbreitungseinheiten fungieren, dürfte, obgleich wohl keine experimentellen Beweise vorliegen, über

---

[1] *Caloplaca sorediata* (Wain.) DR. (Du Rietz, Lich. Fragm. II, Sv. Bot. Tidskr. 1916, p. 477). — Syn.: *Lecanora elegans* var. *sorediata* Wain., Adj. I (1883), p. 143. — *Parmelia elegans α orbicularis* b. *granulosa* Schaer., Enum. (1850), p. 52. — *Caloplaca elegans* var. *granulosa* Th. Fr., Lich. Scand. I (1871), p. 169. — *Placodium elegans* **Pl. granulosum* Wain., Lich. Sib. mer. (1896), p. 13. — *Physcia elegans* f. *compacta* Arn., in Verh. zool. bot. Ges. Wien XX (1870), p. 535. — Non *Caloplaca granulosa* (Müll. Arg.) Steiner, (cf. Du Rietz l. c.).

jeden Zweifel erhoben sein. Dasselbe gilt von den Isidien mit Ausnahme der warzenförmigen, die entweder als soredienproduzierende Organe *(Parmelia subargentifera, P. subaurifera)* oder als Durchlüftungsorgane (*P. aspidota,* vgl. ZUKAL, l. c.) fungieren. Es ist ja leicht festzustellen, dass die Soredienkörner oft schon am Mutterthallus zu Isidien und diese weiter zu kleinen Thalluslappen auswachsen, ebenso, dass sich auch die autonomen Isidien sehr oft zu wirklichen Thalluslappen entwickeln. Auch kann man ja oft eine reiche Produktion von jungen Individuen in der Nähe von älteren finden, bei denen keine andere Provenienz als aus Soredien (resp. Isidien) möglich ist. Vor allem aber lässt sich bei gewissen Blattflechten schön beobachten, dass Soredienkörner von den marginalen oder apikalen Soredien auf die Oberfläche des Thallus niedergefallen sind und sich dort zu kleinen epiphytischen Thalluslappen entwickeln; man kann hier leicht alle Entwicklungsstadien von den Soredienkörnern zu den recht grossen Thalluslappen beobachten, und einen besseren Beweis für die Funktion der Soredienkörner kann man sich ja kaum wünschen.[1]

Eine den Lichenologen wohlbekannte Tatsache ist auch die ± starke Korrelation zwischen Apothezien und Soredien- (resp. Isidien-) Produktion. Arten mit Soredien oder Isidien haben im allgemeinen wenig Apothezien, oft gar keine, und wo Apothezien ausgebildet sind, fehlen nicht selten die Sporen (z. B. bei *Parmelia Kernstockii* Lynge et A. Zahlbr.). Bei Arten, die sowohl Apothezien als auch Soredien (resp. Isidien) regelmässig ausbilden, steht im allgemeinen die Reichlichkeit der Apothezienproduktion in umgekehrter Proportion zu derjenigen der Soredien-(resp. Isidien-)Produktion (vgl. z. B. *Physcia orbicularis, Ph. sciastra* und *Xanthoria fallax*).

2. Der Einfluss der Standortverhältnisse auf die Reichlichkeit der Soredien-(resp. Isidien-)Produktion der einzelnen Arten.

Wir haben oben konstatiert, dass kein einziger Fall nachgewiesen werden konnte, wo von einer normal nicht soredien-(resp. isidien-)

[1] Am schönsten habe ich dies auf *Parmelia Arnoldii* DR. (= *P. nilgherrensis* auctt. eur.) aus dem Haslital in der Schweiz beobachtet (herb. DR.); im ökologischen Flechtenherbar des Pflanzenbiologischen Instituts zu Uppsala befinden sich u. a. Exemplare von *Parmelia physodes,* auf denen Prof. R. SERNANDER die besprochene Erscheinung nachgewiesen hat.

produzierenden Art soredien-(resp. isidien-)produzierende Modifikationen vorkommen. Sämtliche derartigen Behauptungen in der Literatur sind wohl auf fehlerhafte Beobachtungen zurückzuführen. Auch die extremsten Standortverhältnisse können offenbar nicht von einer normal nicht soredien-(resp. isidien-)produzierenden Art Soredien-(resp. Isidien-)Formen auslösen.

Eine andere Frage ist der Einfluss der Standortverhältnisse auf die Reichlichkeit der Soredien-(resp. Isidien-)Produktion bei einer soredien- oder isidientragenden Art. Eine derartige Einwirkuug lässt sich in vielen Fällen nachweisen. Es wird oft angenommen, dass vor allem grosse Feuchtigkeit die Sorediènproduktion begünstigt. In seinen Vorlesungen hat sich Prof. R. SERNANDER gegen diese Ansicht verwahrt (vgl. unten); ich möchte ihm in dieser Hinsicht zustimmen. Ich kenne keinen sicheren Fall, wo eine Art unter dem Einfluss von grösserer Feuchtigkeit eine abnorm reichliche Produktion von Soredien oder Isidien zeigt. Dagegen kenne ich viele Fälle, wo eine Art unter dem Einfluss von unreiner Luft (in der Nähe der Städte etc.) eine abnorm starke Soredien- oder Isidienproduktion aufweist (z. B. *Physcia orbicularis, Ph. nigricans, Xanthoria fallax, Parmelia furfuracea, Usnea hirta*). Ebenso scheinen in gewissen Fällen sowohl starke Beschattung als starke Belichtung eine ähnliche Wirkung auslösen zu können. Wahrscheinlich wird man bei vielen Flechten eine generelle Tendenz feststellen können, unter ungünstigen Standortverhältnissen (d. h. Verhältnissen, die sich von den für die betreffende Art optimalen weit entfernen) die Apothezienproduktion einzuschränken und anstatt dessen eine reichere Produktion von Soredien und Isidien zu entwickeln.

3. Der Einfluss der Standortverhältnisse auf den Reichtum der Flechtenflora an soredien- und isidienproduzierenden Arten.

Wenn auch keine deutliche Relation zwischen Feuchtigkeit und Reichtum der Sorediènproduktion der einzelnen Arten nachgewiesen werden konnte, wäre es ja jedoch denkbar, dass die obenerwähnte Anschauung insofern richtig wäre, als die feuchten Standorte reicher an sorediènproduzierenden Arten wären als die trockeneren. Auch dies ist aber nicht der Fall. Die amphibische Flechtenflora (an den Meeresufern sowie an den See- und Flussufern) ist im Gegenteil bemerkenswert arm an soredientragenden Arten (sowie in weniger

extremen Grad an isidientragenden). Offenbar ist die amphibische Lebensweise für die Soredienfortpflanzung geradezu ungüstig. Ebensowenig scheint hohe Luftfeuchtigkeit (z. B. an den Wasserfällen und an den Küsten) die Prozentzahl der soredien- oder isidientragenden Arten zu erhöhen. Dagegen scheint, wie Prof. SERNANDER in seinen Vorlesungen betont hat, die Prozentzahl der sorediententragenden Arten an stark schattigen Standorten besonders gross zu sein, vor allem an überhängenden Felswänden. Die schwache Belichtung ist offenbar für die Apothezienproduktion nachteilig, dagegen nicht für die Soredienproduktion; für diese ist wohl auch die mangelnde Wasserbenetzung an diesen Standorten günstig.

Mit dieser Ausnahme scheinen aber soredien- und isidienproduzierende Arten an allerlei Standorten in ungefähr gleichen Mengen vorzukommen, und es ist ganz unmöglich, diese Fortpflanzungsweisen als Reaktionen gegen gewisse Standortverhältnisse zu betrachten. Auch wenn man die verschiedenen Klimagebiete der Erde vergleicht, findet man die soredien- und isidientragenden Arten ziemlich gleichmässig zerstreut, in feuchten ebenso wie in trockenen, in kalten ebenso wie in warmen Gebieten. Nur im arktischen Gebiete liesse sich vielleicht eine auffallende Armut an soredientragenden Arten nachweisen. Mein Freund B. LYNGE hat mich mündlich darauf aufmerksam gemacht, dass dies auf Nowaja Semlja der Fall zu sein scheint. Die arktischen Verhältnisse scheinen sich am besten für eine Ausbreitung durch Fragmentation des Lagers zu eignen; sehr viele Strauch- und Laubflechten bilden in der Arktis (sowie im Gebirge) weder Apothezien noch Soredien oder Isidien aus.

Uppsala, Pflanzenbiologisches Institut, April 1924.

LITERATURVERZEICHNIS.[1]

ACHARIUS, E., Lichenographiae Sueciae Prodromus. — Lincopiae 1798.

—„—, Methodus qua omnes detectos Lichenes secundum organa carpomorpha ad Genera, Species et Varietates redigere atque observationibus illustra. — Stockholmiae 1803.

—„—, Lichenographia Universalis. — Gottingiae 1810.

BITTER, G., (*a*) Über die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluss äusserer Bedingungen auf ihr Wachstum. — Jahrb. wiss. Bot., 36. Leipzig 1901.

[1] Die Arbeiten, die nur in den systematischen Fussnoten zitiert werden, sind nicht aufgenommen.

BITTER, G., (*b*) Zur Morphologie und Systematik von Parmelia, Untergattung Hypogymnia. — Hedwigia, 40. Dresden 1901.
—„—, Zur Soredienbildung. — Hedwigia, 43. Dresden 1904.
BOULY DE LESDAIN, M., Recherches sur les Lichens des environs de Dunkerque. 1er supplement. — Dunkerque (Druckjahr nicht angegeben).
BRANDT, TH., Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Flechtengattung Ramalina. — Hedwigia, 49. Dresden 1906.
DARBISHIRE, O. V., Die deutschen Pertusariaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Soredienbildung. — Englers Bot. Jahrb., 22. Leipzig 1897.
—„—, Monographia Roccelleorum. — Bibliotheca Botanica, 45. Stuttgart 1898.
—„— Über die Naturgeschichte der einheimischen Flechten. — In R. v. FISCHER-BENZON, Die Flechten Schleswig-Holsteins. Kiel und Leipzig 1901.
DU RIETZ, G. E., Flechtensystematische Studien. I. — Bot. Not. 1922. Lund 1922.
—„—, Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme. — Bot. Not. 1923. Lund 1923.
—„—, (*a*) Flechtensystematische Studien. III. — Bot. Not. 1924. Lund. 1924.
—„—, (*b*) Lichenologiska Fragment. VI. — Sv. Bot. Tidskr. 18. Uppsala 1924.
—„—, (*c*) Flechtensystematische Studien. IV. — Bot. Not. 1924. Lund 1924.
—„—, Lichenologiska Fragment. VII. — Sv. Bot. Tidskr. 1925 (in Druck).
ERICHSEN, P., Die Flechten von Kullen in Schweden. — Verh. Naturv. Ver. Hamburg, '21. Hamburg 1913.
FLOERKE, H. G., Lichenologische Berichtigungen, oder nähere Bestimmung einiger wegen ihrer Polymorphie verkannten Flechtenarten. — Mag. d. Ges. naturf. Freunde, II, III, IV. Berlin 1808, 1809, 1810.
LETTAU, G., Schweizer Flechten I. — Hedwigia, 60. Dresden 1918.
LYNGE, B., A Monograph of the Norwegian Physciaceae. — Videnskapsselsk. Skrifter, I, Mat.-Naturv. Klasse, 1916, 8. — Kristiania 1916.
—„—, Studies on the Lichen Flora of Norway. — Ibid. 1921, 7. Kristiania 1921.
MALME, G. O., Stockholmstraktens bruna Parmelia-arter. — Sv. Bot. Tidskr. 4. Stockholm 1910.
—„—, Referat von F. ERICHSEN, Die Flechten von Kullen in Schweden. — Ibid. 8. Stockholm 1914.
—„—, Lichenologiska notiser. — Ibid. 9. Stockholm 1915.
MEYER, G. F. W., Nebenstunden meiner Beschaefftigungen im Gebiete der Pflanzenkunde. I. Die Entwicklung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten. — Goettingiae 1825.
MÜLLER, J. (MÜLL. ARG.), Kritik über Dr. Wainio's "Etude". — Flora 1891.
ROSENDAHL, E., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die braunen Parmelien. — Abh. Kais. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., 87: 3. Halle 1907.
SANDSTEDE, H., Die Cladonien des nordwestdeutschen und der deutschen Nordseeinseln. III. — Abh. naturw. Ver. Bremen, 25: 2. Bremen 1922.
SCHWENDENER, S., Untersuchungen über den Flechtenthallus. I. — Nägelis Beitr. z. wiss. Bot., 2. Leipzig 1860.
SERNANDER, R., Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. — K. Sv. Vet.-Ak. Handl., 41: 7. Uppsala und Stockholm 1906.

WAINIO, E., Monographia Cladoniarum Universalis. I. — Acta Soc. Faun. et Fl. Fenn., 4. Helsingforsiae 1887.

—„— Étude sur la classification naturelle et la morphologie des lichens du Brésil. — Ibid., 7. Helsingfors 1890.

ZOPF, W., Vergleichende Untersuchungen über Flechten in Bezug auf ihre Stoffwechselprodukte. I. — Beih. Bot. Centralbl., 14. Jena 1903.

ZUKAL, H., Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. I. — Sitzungsber. kais. Akad. Wiss., math.-naturw. Classe, 104. Wien 1895.
